生物系の数理科学 第5・6回

山口 諒

1　固有値の基礎と計算、極座標変換

1.1　線形2次元系と固有値の計算

まず、2変数 $x(t), y(t)$ に対して線形の微分方程式を考える：

$$\frac{d}{dt}\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

これを

$$\frac{dX}{dt} = A\,X$$

と略記し、行列

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

の**固有値**と**固有ベクトル**を求めることで、系の解や安定性が解析できる。

1.1.1　固有値の定義

固有値 λ と固有ベクトル $v \neq 0$ は

$$A\,v = \lambda\,v$$

を満たす組である。2次正方行列の場合、λ は

$$\det(A - \lambda I) = 0$$

を満たす値となる。具体的には

$$\det\begin{pmatrix} a-\lambda & b \\ c & d-\lambda \end{pmatrix} = (a-\lambda)(d-\lambda) - bc = 0.$$

これを展開すると

$$\lambda^2 - (a+d)\lambda + (ad-bc) = 0$$

となり、解は

$$\lambda = \frac{(a+d) \pm \sqrt{(a+d)^2 - 4(ad-bc)}}{2}.$$

1.1.2　固有ベクトル

λ が求まれば、その**固有ベクトル** v は

$$(A - \lambda I)\, v = 0$$

を解くことで得られる。2 次元では

$$\begin{pmatrix} a-\lambda & b \\ c & d-\lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_x \\ v_y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

たとえば

$$(a-\lambda)\, v_x + b\, v_y = 0,$$
$$c\, v_x + (d-\lambda)\, v_y = 0.$$

いずれか一式から比率 v_y/v_x を求め、$v \neq 0$ となる形で決定する。固定倍数は自由に選べる（通常は正規化したり単純な整数比にしたりする）。

1.2　2 次元線形系の例

行列

$$A = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix}$$

を考える。固有値を求めると、

$$\det \begin{pmatrix} 2-\lambda & -1 \\ -1 & 2-\lambda \end{pmatrix} = (2-\lambda)^2 - (-1)(-1) = (2-\lambda)^2 - 1 = 0.$$

よって、

$$(2-\lambda)^2 = 1 \quad \Longrightarrow \quad 2-\lambda = \pm 1.$$
$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = 3.$$

$\lambda_1 = 1$ に対する固有ベクトルを調べると、$(2-1)x - 1y = 0$ などから $x = y$ がわかる。従って $v_1 = (1,1)$ など。$\lambda_2 = 3$ に対しては $(2-3)x - 1y = 0 \Rightarrow -1\,x - 1\,y = 0 \Rightarrow x = -y$ となり、例えば $v_2 = (1,-1)$ など。固有値がともに正（$\lambda_1 > 0,\ \lambda_2 > 0$) なので、不安定な節点（unstable node）型の平衡点になる。

1.3　平衡点の安定性分類

安定節点 (Stable node): すべての固有値が実数負：$\lambda_1 < 0,\ \lambda_2 < 0$。系は平衡点に単調に収束する。

不安定節点 (Unstable node): すべての固有値が実数正：$\lambda_1 > 0,\ \lambda_2 > 0$。系は平衡点から単調に発散する。

鞍点 (Saddle point): 固有値に異符号が混在：$\lambda_1\lambda_2 < 0$。一方向に収束し，他方向に発散する。

安定フォーカス (Stable focus): 複素共役固有値の実部負：$\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta,\ \alpha < 0$。系は螺旋的に収束する。

不安定フォーカス (Unstable focus): 複素共役固有値の実部正：$\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta,\ \alpha > 0$。系は螺旋的に発散する。

中心 (Center): 複素共役固有値が純虚数：$\lambda_{1,2} = \pm i\beta,\ \beta \neq 0$。系は閉軌道を描き，振動を続ける。

1.4 極座標変換による解析

2 次元系

$$\frac{dx}{dt} = \alpha\,x - \beta\,y, \quad \frac{dy}{dt} = \beta\,x + \alpha\,y$$

のような例で、(x, y) を極座標 (r, θ) に変換してみよう。

$$x = r\cos\theta, \quad y = r\sin\theta.$$

時間微分すると、

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dr}{dt}\cos\theta - r\frac{d\theta}{dt}\sin\theta,$$
$$\frac{dy}{dt} = \frac{dr}{dt}\sin\theta + r\frac{d\theta}{dt}\cos\theta.$$

これらを連立方程式の右辺に代入してやると、$\dfrac{dr}{dt}$ と $\dfrac{d\theta}{dt}$ を求められる。たとえば

$$\frac{dx}{dt} = \alpha\,x - \beta\,y = \alpha(r\cos\theta) - \beta(r\sin\theta),$$
$$\frac{dy}{dt} = \beta\,x + \alpha\,y = \beta(r\cos\theta) + \alpha(r\sin\theta).$$

これらを

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dr}{dt}\cos\theta - r\frac{d\theta}{dt}\sin\theta, \quad \frac{dy}{dt} = \frac{dr}{dt}\sin\theta + r\frac{d\theta}{dt}\cos\theta$$

と比較すれば、

$$\frac{dr}{dt}\cos\theta - r\frac{d\theta}{dt}\sin\theta = \alpha r\cos\theta - \beta r\sin\theta,$$
$$\frac{dr}{dt}\sin\theta + r\frac{d\theta}{dt}\cos\theta = \beta r\cos\theta + \alpha r\sin\theta.$$

これを適切に合成して、$\frac{dr}{dt}$ と $\frac{d\theta}{dt}$ を解く。具体的には、$\frac{dr}{dt} = r$, $\frac{d\theta}{dt} = \beta$ となる。つまり、系が**回転と拡大縮小**を同時に起こすとき、$\frac{dr}{dt}$ は拡大率（α の符号次第）、$\frac{d\theta}{dt}$ は回転角速度（β の大きさ）を表すことになる。

1.5 例：$\alpha - \beta$ 系

具体的な行列

$$A = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}$$

について、固有値を求めると

$$\det\begin{pmatrix} \alpha - \lambda & -\beta \\ \beta & \alpha - \lambda \end{pmatrix} = (\alpha - \lambda)^2 - (-\beta)(\beta) = (\alpha - \lambda)^2 + \beta^2 = 0.$$

よって、

$$(\alpha - \lambda)^2 = -\beta^2 \quad \Rightarrow \quad \alpha - \lambda = \pm i\,\beta \quad \Rightarrow \quad \lambda = \alpha \pm i\,\beta.$$

- $\alpha > 0, \beta \neq 0$: 不安定フォーカス（スパイラル発散）
- $\alpha < 0, \beta \neq 0$: 安定フォーカス（スパイラル収束）
- $\alpha = 0, \beta > 0$: 等速の回転運動、中心型

このように実部 α が正か負かで、渦巻きが外へ広がるか内へ縮むかが決まり、虚部 $\pm i\beta$ が回転成分を与える。

2　1変数非線形力学系の局所安定性解析

2.1　ロジスティック方程式の例

テーラー展開を用いて、安定性解析がどう使えるかを、1 変数のロジスティック方程式を例に見てみよう。ロジスティック方程式とは、

$$\frac{dx}{dt} = f(x) = r\,x\Big(1 - \frac{x}{K}\Big),$$

という形で与えられる。ここで $r > 0$ と $K > 0$ は定数パラメータで、$x(t)$ は時刻 t における個体数や濃度などを表す。

2.1.1　固定点の確認

この方程式の**固定点**（平衡点）とは、$\dfrac{dx}{dt} = 0$ を満たす x の値である。つまり、

$$f(x) = r\,x\Big(1 - \frac{x}{K}\Big) = 0.$$

を解く。すると、

$$x = 0 \quad \text{か} \quad 1 - \frac{x}{K} = 0 \implies x = K.$$

よって、

$$x^* = 0, \quad x^* = K$$

の 2 つが平衡点となる。

2.1.2　$x^* = K$ 付近のテーラー展開

たとえば「x が K の近くにあるときに、$\frac{dx}{dt}$ はどんな符号になるか」を知りたい場合、$f(x)$ を $x = K$ 近傍で近似すると便利である。

$$f(x) = r\,x\Big(1 - \frac{x}{K}\Big).$$

この式を「$x = K + \epsilon$」のように書いて、ϵ が小さいときの様子を見たい。まずはテーラー展開に相当する考え方として、「$f(K+\epsilon)$ を $f(K) + f'(K)\,\epsilon + \dots$ で近似する」手法を取る。具体的には、

$$f(K) = r\,K\Big(1 - \frac{K}{K}\Big) = rK(1-1) = 0,$$

$$\begin{aligned} f'(x) &= \frac{d}{dx}\Big[r\,x(1 - \frac{x}{K})\Big] = r\Big(1 - \frac{x}{K}\Big) + r\,x\Big(-\frac{1}{K}\Big) \\ &= r\Big(1 - \frac{x}{K}\Big) - \frac{r\,x}{K}. \end{aligned}$$

よって $f'(K)$ は

$$f'(K) = r\Big(1 - \frac{K}{K}\Big) - \frac{r\,K}{K} = r(1-1) - r = -\,r.$$

つまり、もし $x = K + \epsilon$ (ϵ は小) なら、1 次近似で

$$f(K+\epsilon) \;\approx\; f(K) + f'(K)\,\epsilon \;=\; 0 + (-r)\,\epsilon = -\,r\,\epsilon.$$

結論: K より少し大きいところ ($\epsilon > 0$) では $f(K+\epsilon)$ は負、つまり $\frac{dx}{dt} < 0$ となり x は減少方向に動く。一方、K より少し小さい ($\epsilon < 0$) なら $f(K+\epsilon)$ は正となり $\frac{dx}{dt} > 0$ で上昇方向に動く。結果として、$x = K$ は安定な平衡点となる。

2.1.3　$x^* = 0$ の場合

同様に $x = 0$ 近傍を考えると、

$$f'(x) = r\Big(1 - \frac{x}{K}\Big) - \frac{rx}{K}.$$

ここで $f'(0) = r(1-0) - 0 = r$. つまり

$$f'(0) = r > 0.$$

したがって $x = 0$ 付近では $\frac{dx}{dt}$ の符号が「0 より大きい」傾向となり、$x = 0$ は不安定平衡（少しずれると正方向に成長する）とわかる。

3　2 変数非線形力学系の局所安定性解析

3.1　基本的な考え方

1 変数の場合と同様に、2 変数の微分方程式系

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = f(x, y), \\ \dfrac{dy}{dt} = g(x, y), \end{cases}$$

の平衡点（定常解）(x^*, y^*) まわりの「ずれ」を $\varepsilon_1(t) = x(t) - x^*$, $\varepsilon_2(t) = y(t) - y^*$ と置き、ε_1, ε_2 が小さい範囲で近似すると、**線形化**された系が得られる。

　具体的には、平衡点 (x^*, y^*) を満たす条件は

$$f(x^*, y^*) = 0, \quad g(x^*, y^*) = 0.$$

そこから少しだけずれた点 $(x^* + \varepsilon_1,\ y^* + \varepsilon_2)$ に対する時間変化は、テーラー展開の 1 次項だけを採用すると次の形で表せる：

$$\begin{cases} \dfrac{d}{dt}\,\varepsilon_1(t) = f(x^* + \varepsilon_1,\ y^* + \varepsilon_2) \ \approx\ f(x^*, y^*) + \dfrac{\partial f}{\partial x}\big(x^*, y^*\big)\,\varepsilon_1 + \dfrac{\partial f}{\partial y}\big(x^*, y^*\big)\,\varepsilon_2, \\ \dfrac{d}{dt}\,\varepsilon_2(t) = g(x^* + \varepsilon_1,\ y^* + \varepsilon_2) \ \approx\ g(x^*, y^*) + \dfrac{\partial g}{\partial x}\big(x^*, y^*\big)\,\varepsilon_1 + \dfrac{\partial g}{\partial y}\big(x^*, y^*\big)\,\varepsilon_2. \end{cases}$$

ただし、平衡点では $f(x^*, y^*) = 0$ および $g(x^*, y^*) = 0$ なので、定数項は消える。結果として

$$\begin{pmatrix} \dfrac{d\varepsilon_1}{dt} \\ \dfrac{d\varepsilon_2}{dt} \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) & \dfrac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \dfrac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) & \dfrac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \varepsilon_1 \\ \varepsilon_2 \end{pmatrix}.$$

この係数行列（ヤコビアン）を

$$J = \begin{pmatrix} f_x^* & f_y^* \\ g_x^* & g_y^* \end{pmatrix},$$

と書く。この**線形系**の固有値を見れば、(x^*, y^*) の**局所安定性**を判定できる。- もし 2 つの固有値が負の実部をもてば、局所的に安定（収束）- いずれか正の実部があれば局所的に不安定- 複素共役の場合、実部が負か正かで渦巻き収束か発散か、と判定する。

3.2　2種系競争方程式の例

ここでは、2つの種類の生物種が互いに競争し合う状況をロジスティック成長に競争項を加えた形でモデル化した例を考える。

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = r_1\, x\Bigl(1 - \dfrac{x + a\, y}{K_1}\Bigr), \\ \dfrac{dy}{dt} = r_2\, y\Bigl(1 - \dfrac{b\, x + y}{K_2}\Bigr), \end{cases}$$

という2種競争モデルを考える。ここで、

- $x(t)$：第1種の個体数または密度
- $y(t)$：第2種の個体数または密度
- r_1, r_2：それぞれの内的自然増加率
- K_1, K_2：それぞれの環境収容力（ロジスティック成長の上限）
- a, b：競争の強さ（相手種への影響係数）

3.2.1　平衡点の条件

平衡点 (x^*, y^*) では

$$\frac{dx}{dt} = 0 \quad \Longrightarrow \quad r_1 x^* \bigl(1 - \frac{x^* + a\, y^*}{K_1}\bigr) = 0,$$
$$\frac{dy}{dt} = 0 \quad \Longrightarrow \quad r_2 y^* \bigl(1 - \frac{b\, x^* + y^*}{K_2}\bigr) = 0.$$

これを満たす組を探すと、代表的に以下の候補が出てくる：

1. $(x^*, y^*) = (0, 0)$
2. $(x^*, y^*) = (K_1, 0)$　(第1種のみ生存)
3. $(x^*, y^*) = (0, K_2)$　(第2種のみ生存)
4. $(x^*, y^*) = (x^*, y^*)$ がともに正 (共存解).

共存解の場合は、たとえば下記のように

$$\begin{cases} x^* + a\, y^* = K_1, \\ b\, x^* + y^* = K_2, \end{cases}$$

を解いて、

$$x^* = \frac{K_1 - a\, K_2}{1 - ab}, \quad y^* = \frac{K_2 - b\, K_1}{1 - ab}.$$

3.2.2　局所安定性：ヤコビアン行列の導出

この 2 種系の右辺を

$$f(x,y) = r_1 x\Big(1 - \frac{x + a\,y}{K_1}\Big), \quad g(x,y) = r_2 y\Big(1 - \frac{b\,x + y}{K_2}\Big),$$

として、$\frac{\partial f}{\partial x}, \frac{\partial f}{\partial y}, \ldots$ を評価する。実際には、平衡点 (x^*, y^*) における以下の 4 部分を計算すればよい。

$$\frac{\partial f}{\partial x}\big(x^*, y^*\big), \quad \frac{\partial f}{\partial y}\big(x^*, y^*\big), \quad \frac{\partial g}{\partial x}\big(x^*, y^*\big), \quad \frac{\partial g}{\partial y}\big(x^*, y^*\big).$$

たとえば

$$\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{d}{dx}\Big[r_1 x\big(1 - \frac{x + a\,y}{K_1}\big)\Big],$$

などを計算すれば良い。結果的に、ヤコビアン $J(x^*, y^*)$ は

$$\begin{pmatrix} r_1\Big(1 - \dfrac{2x^* + a\,y^*}{K_1}\Big) & -\dfrac{a\,r_1 x^*}{K_1} \\ -\dfrac{b\,r_2 y^*}{K_2} & r_2\Big(1 - \dfrac{b\,x^* + 2\,y^*}{K_2}\Big) \end{pmatrix}.$$

となり、そこに (x^*, y^*) の値を代入することで、2×2 行列の固有値を求め、正・負を調べることができる。全部で 4 つの平衡点があるため、それぞれの点でヤコビアンを評価→固有値判定する。

3.2.3　2 種系競争モデルの平衡点と安定性解析

(i) $(0,0)$ **の場合**

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}, \quad \lambda_1 = r_1 > 0, \quad \lambda_2 = r_2 > 0.$$

$\lambda_{1,2} > 0$ なので，**不安定節点** *(unstable node)* となる．

(ii) $(K_1, 0)$ **の場合**

$$J(K_1,0) = \begin{pmatrix} -\,r_1 & -\,a\,r_1 \\ 0 & r_2\Big(1 - \frac{bK_1}{K_2}\Big) \end{pmatrix},$$

$$\lambda_1 = -\,r_1 < 0, \quad \lambda_2 = r_2\Big(1 - \tfrac{bK_1}{K_2}\Big).$$

- $1 - \frac{bK_1}{K_2} > 0$ のとき $\lambda_2 > 0 \to$ **鞍点** *(saddle point)*.
- $1 - \frac{bK_1}{K_2} < 0$ のとき $\lambda_2 < 0 \to$ **安定節点** *(stable node)*.

(iii) $(0, K_2)$ **の場合**

$$J(0,K_2) = \begin{pmatrix} r_1\Bigl(1-\frac{aK_2}{K_1}\Bigr) & 0 \\ -\,b\,r_2 & -\,r_2 \end{pmatrix},$$

$$\lambda_1 = r_1\Bigl(1-\tfrac{aK_2}{K_1}\Bigr), \quad \lambda_2 = -\,r_2 < 0.$$

- $1-\frac{aK_2}{K_1} > 0$ のとき $\lambda_1 > 0 \rightarrow$ **鞍点.**
- $1-\frac{aK_2}{K_1} < 0$ のとき $\lambda_1 < 0 \rightarrow$ **安定節点.**

(iv) 共存解 (x^*, y^*) **の場合**

平衡解は

$$x^* = \frac{K_1 - a\,K_2}{1-a\,b}, \quad y^* = \frac{K_2 - b\,K_1}{1-a\,b}.$$

ヤコビアンの要素を順に求めると,

$$J_{11} = -\,\frac{r_1}{K_1}\,x^*, \quad J_{12} = -\,\frac{a\,r_1}{K_1}\,x^*,$$

$$J_{21} = -\,\frac{b\,r_2}{K_2}\,y^*, \quad J_{22} = -\,\frac{r_2}{K_2}\,y^*.$$

固有方程式は,

$$\det\begin{pmatrix} J_{11}-\lambda & J_{12} \\ J_{21} & J_{22}-\lambda \end{pmatrix} = (\,J_{11}-\lambda)(\,J_{22}-\lambda) - J_{12}J_{21} = 0,$$

すなわち

$$\lambda^2 - (J_{11}+J_{22})\,\lambda + \bigl(J_{11}J_{22} - J_{12}J_{21}\bigr) = 0.$$

つまり、

$$\lambda^2 + \Bigl(\frac{r_1x^*}{K_1} + \frac{r_2y^*}{K_2}\Bigr)\lambda + \frac{r_1r_2x^*y^*}{K_1K_2}\,(1-ab) = 0.$$

固有方程式の判別式は

$$D = \Bigl(\frac{r_1x^*}{K_1} + \frac{r_2y^*}{K_2}\Bigr)^2 - 4\,(1-ab)\,\frac{r_1r_2x^*y^*}{K_1K_2} = \Bigl(\frac{r_1x^*}{K_1} - \frac{r_2y^*}{K_2}\Bigr)^2 + 4ab\,\frac{r_1r_2x^*y^*}{K_1K_2} > 0,$$

よって固有値は実数解をもつ。また，根の積

$$\lambda_1\lambda_2 = \frac{r_1r_2x^*y^*}{K_1K_2}\,(1-ab)$$

の符号によって平衡点の型が決まる：

- $1-ab>0$（すなわち $ab<1$）のとき，$\lambda_1\lambda_2>0$，かつ $\lambda_1+\lambda_2<0$ なので **安定節点** *(stable node)*.
- $1-ab<0$（すなわち $ab>1$）のとき，$\lambda_1\lambda_2<0$，すなわち一方が正・一方が負 $\rightarrow$ **鞍点** *(saddle)*.